

PROBLEMES D'ECHANTILLONNAGE DE LA MICROFAUNE DES SEDIMENTS MEUBLES MARINS

METHODES ET RESULTATS *

par J. RENAUD-MORNANT

Apparemment la récolte des habitants des sédiments meubles ne présente pas les grandes difficultés que l'on rencontre pour capturer les espèces errantes fluviales ou marines. Les espèces de la faune endogée sont relativement sédentaires, et le sédiment une fois prélevé, celles-ci se trouvent prisonnières et leur capture est en apparence réalisée.

Cette relative facilité a donc incité les chercheurs à entreprendre des études quantitatives de la faune marine endogée. De nombreuses difficultés se présentèrent alors : ce furent des problèmes de prélèvement pour la faune benthique, et des problèmes de tri et d'extraction pour la microfaune qu'elle soit intertidale ou benthique.

Les problèmes de prélèvement du milieu sédimentaire où vit la microfaune sont les mêmes que ceux rencontrés pour la macrofaune, leurs diverses solutions seront traitées par M. Salvat. La question de l'extraction et du tri s'est révélée très compliquée. En effet de très nombreuses espèces de la microfaune sont très fragiles et leur taille est le plus souvent inférieure au mm. L'obtention de la totalité de la faune n'a été qu'imparfaitement résolue, ou réalisée au prix d'un travail très long.

C'est pourquoi on trouve peu d'études quantitatives de la microfaune interstitielle malgré l'importance énorme qu'on lui reconnaît dans la pyramide alimentaire des biocénoses des sédiments meubles marins.

Aux espèces du Phyto- ou du Zooplancton qui tombent sur le fond et s'y déposent (microbenthos de Mare, 1942), s'ajoutent dans la vase ou le sable marins, une faune interstitielle (meiobenthos de Mare) dont l'intérêt considérable a été mis en lumière par

* Rapport présenté au second colloque sur l'Etude des Populations Animales, Paris, mai 1965 et dédié au Professeur Marcel Prenant pour ses cinquante années de recherches scientifiques.

Remane et son équipe, puis en France par Delamare Deboutteville (1953-1965), et par Pennak (1942) et Zinn aux Etats-Unis.

Ces auteurs s'étant trouvés en face d'un monde zoologique très vaste et presque complètement inconnu, leurs premiers travaux concernant la faune interstitielle, furent d'abord des recherches de systématique. La quantité des groupes et des formes est très élevée, mais également la quantité de représentants de chaque groupe. La densité de la faune interstitielle peut être très grande. Ceci a conduit Remane (1951) à exposer l'énorme rôle trophique de cette masse de matière vivante dans la pyramide alimentaire des habitants des sédiments marins. On voit donc quel intérêt peut présenter une étude quantitative de la microfaune dans le domaine écologique. Malheureusement les problèmes de systématique sont difficiles à résoudre et ralentissent le travail des écologistes. C'est pour ces raisons que les recherches effectuées sur la totalité de la matière vivante contenue dans un sédiment donné sont encore très clairsemées.

METHODES DE RECOLTE

PRÉLÈVEMENTS :

Les sédiments marins qui ont fait l'objet d'échantillonnages quantitatifs doivent être classés en deux groupes distincts selon leur localisation. Le domaine littoral, qu'il soit de mer à marée ou sans marée, doit être distingué du domaine benthique, par le fait même que les méthodes de prélèvement sont différentes pour chacun d'eux. Le domaine hadal n'a été que peu étudié quantitativement, la plupart du temps les sédiments des grands fonds n'ayant pas fait l'objet d'études microfaunistiques quantitatives lors des grandes expéditions océanographiques. Aussi avons-nous peu de renseignements au-delà de 400 m. (Moore, 1931).

Domaine benthique. — Les méthodes diffèrent selon la nature du fond, c'est-à-dire s'il s'agit d'un fond de sable ou de vase. Les inconvénients à éviter sont : la mise en suspension des particules de la faune par l'engin récolteur, et le lavage du sédiment par l'eau pendant la remontée.

La vase a été le milieu le plus étudié. La plupart des auteurs ont préféré le carottier qui livre un volume de vase plus précis que celui fourni par la drague, bien que plus réduit.

La section du carottier diffère selon les auteurs, mais il est presque toujours très court (5 à 15 cm de long) étant donné qu'il a été reconnu que la vase des fonds n'était peuplée que dans les premiers centimètres.

Le haut du carottier est en général fermé par un clapet qui se bloque contre l'ouverture dès le début de la remontée de l'engin.

Dans l'estuaire de la Clyde, en Ecosse, Moore (1931) utilise un carottier de 8 cm² de section entre 24 et 166 m de profondeur.

Mare (1942) dans son travail resté classique compare plusieurs dizaines d'échantillons prélevés par un carottier de 2,54 cm² de section au large de Plymouth dans un fond de 45 m.

Krogh et Sparck (1936), au large de Copenhague avaient utilisé un engin formé de six carottiers jumelés, en étoile (Fig. 1). Ils étaient disposés autour d'un cercle de 35 cm de diamètre. Chaque carottier pouvait prendre une carotte de 6,15 cm² de section par des fonds de 24 à 54 m.

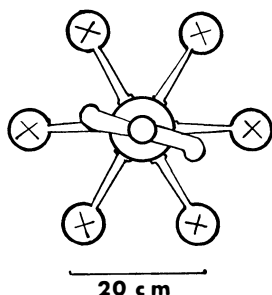


Fig. 1 . — Carottiers jumelés de Krogh et Sparck (1936).

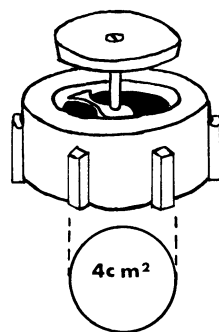


Fig. 2. — Partie supérieure du carottier de Bougis (1950), clapet se vissant au haut du tube du carottier.

Bougis (1946, 1950) dans le Golfe du Lion, au large de Banyuls, prélève des carottes de 4,15 cm², puis de 44 cm² par 30 m de profondeur. (Fig. 2).

Delamare Deboutteville (1954), en Méditerranée également, construit un carottier destiné à récolter la faune sublittorale directement sous l'eau. L'engin adapté aux fonds sableux a une extrémité pointue qui pénètre dans le sable. La faune est aspirée à l'aide d'une pompe située sur le bateau, elle pénètre dans le tube interne par des trous situés à l'extrémité inférieure du carottier (Fig. 3).

Wieser (1960) dans le Massachusetts prélève du sable plus ou moins vaseux dans les fonds de 15 à 25 mètres à l'aide d'un carottier de 10 cm² de section.

L'avantage bien évident des carottages réside dans le fait que la surface à étudier est bien délimitée, mais assez réduite. Mais d'autre part le carottier pénètre assez mal dans le sable ; pour remédier à cette difficulté certains auteurs ont utilisé des dragues. Ces engins sont en général modifiés de la drague de Petersen.

Riedl (1962) a construit une drague très perfectionnée qui

s'adapte à différents fonds de l'Adriatique, en particulier aux fonds sablo-vaseux. Elle est munie d'un sac de toile pour récolter le sédiment et surtout d'un ressort et d'un tambour enregistreur qu'il nomme « cinomètre » et qui a pour but d'enregistrer les dénivellements du substrat parcouru. Le bon fonctionnement de l'engin

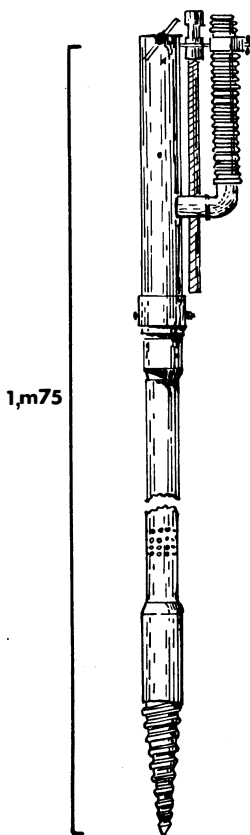


Fig. 3. — Carottier avec système de pompage pour la capture des espèces interstitielles sous la mer. D'après Delamare Deboutteville (1954).

est vérifié par des plongées sous-marines ou des photos. Cette drague peut s'enfoncer entre 6 et 10 cm dans la vase et peut prélever ainsi jusqu'à 5 m² de substrat. L'échantillonnage peut ainsi se faire sur une surface considérable. (Fig. 4).

Monniot (1962) travaillant sur le gravier à *Amphioxus* côtier de Banyuls, a utilisé une drague rectangulaire portant des peignes s'enfonçant à 15 cm de profondeur dans le gravier. Ils se referment d'une manière étanche : leurs dents de scie s'encastrant les unes dans les autres, les prélèvements sont vérifiés en plongée.

Enfin quelques récoltes ont été effectuées en plongée par des chercheurs en mission dans des récifs coralliens. Les prélèvements sont alors ramenés à la surface dans des sacs en plastique, ce qui évite ainsi les risques de lavage du sédiment pendant la remontée. Il s'agit des récoltes de Renaud-Debyser (1963) dans les lagunes coralliennes des îles Bahamas, et des échantillons de Salvat ramenés de Nouvelle-Calédonie au cours de la Mission Singer-Polignac

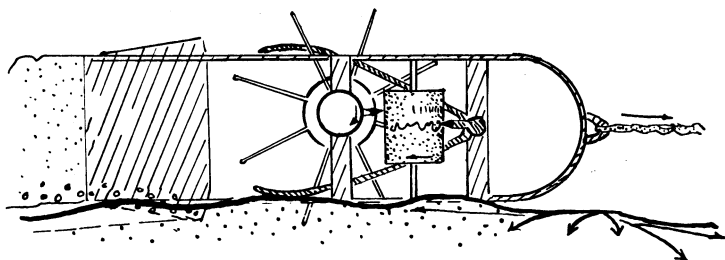


Fig. 4. — Drague de Riedl (1962) avec le « cinomètre » enregistrant les dénivellations du substrat et les distances parcourues.

(1964). Ce chercheur a effectué ses prélèvements entre 8 m et 25 m de profondeur et des plongées de 45 m ont été accomplies par des plongeurs professionnels.

Domaine littoral. — Les méthodes de prélèvement sont différentes lorsqu'il s'agit du domaine littoral. Les plages doivent être divisées en deux groupes : celles qui sont baignées par des mers à marées et qui forment alors la zone intertidale, et celles qui sont situées au bord de mers sans marées telles que la Méditerranée et la Baltique. En effet cette distinction s'impose, car les peuplements sont différents à l'intérieur de telles plages. Dans les deux cas les méthodes de prélèvement ne s'appliquent plus à des récoltes de surface comme dans les fonds marins, mais à des échantillonnages effectués verticalement dans l'épaisseur du sédiment côtier.

Dans presque toutes les plages, si le sédiment n'est ni trop tassé, ni colmaté, il existe une circulation en profondeur des eaux souterraines continentales qui s'écoulent vers la mer. Que la mer soit avec ou sans marées cette nappe d'eau fait la jonction avec le domaine marin, et permet l'établissement d'une microfaune abondante.

Remane (1933, 1951), Chappuis (1950), Angelier (1953) et Delamare Deboutteville (1954 à 1960) ont montré l'importance des peuplements des eaux souterraines littorales. Delamare Deboutteville a exploré systématiquement le pourtour de la Méditerranée en utilisant la méthode des sondages inaugurée par Chappuis. En une seule opération effectuée directement sur la plage il récolte des

milliers de représentants de la faune interstitielle : c'est la *méthode des sondages*. Elle consiste (Fig. 5) à creuser un trou dans le sable en évitant les éboulis, et à laisser sourdre l'eau de la nappe phréatique ; lorsque le niveau de celle-ci s'est stabilisée on la brasse avec un petit filet confectionné avec de la soie à bluter. De très nombreux animaux sont ainsi capturés et une bonne évaluation de la richesse du biotope est ainsi obtenue.

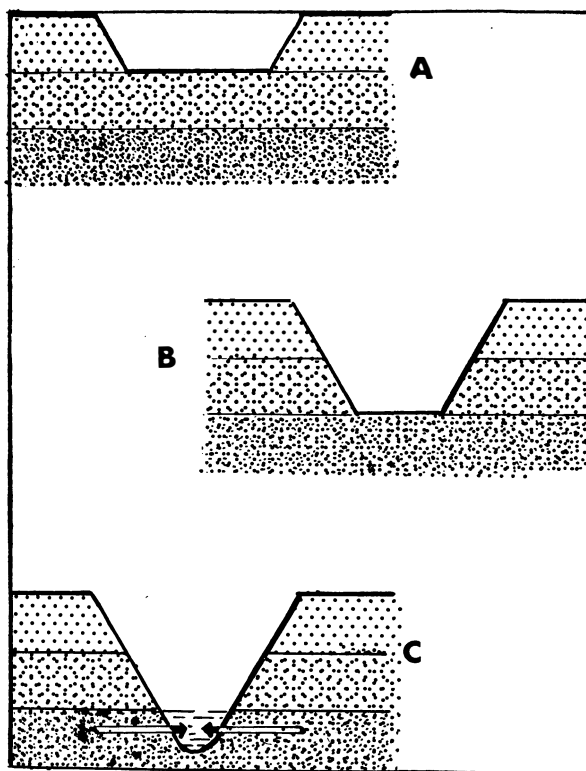


Fig. 5. — Méthode des sondages (Chappuis et Delamare). A. Le sable est entaillé jusqu'au contact de la zone humide. B. La zone humide est enlevée. C. La zone phréatique est atteinte et l'eau interstitielle arrive par succion (d'après Delamare Deboutteville, 1960).

Travaillant à la fois sur une mer sans marée (Baltique) et sur la Mer du Nord, Noodt (1957), chercheur de l'équipe de Remane accompagne ses prélèvements de surface et de la nappe phréatique de quelques carottages précis.

Baudoin (1951), pour étudier les sables alvéolaires de la zone intertidale Charentaise, utilise un « tiroir à sable » qui consiste en une pelle allongée à très hauts rebords qui permet de prélever le

sable bulleux sans en détruire la structure. Le volume connu de sable ainsi récolté peut permettre des études quantitatives de la faune qu'il contient.

Boisseau et Renaud (1955) effectuent des carottages du haut en bas de la plage dans l'intertidal du Bassin d'Arcachon ; puis dans ce même milieu Renaud-Debyser (1957) désirant étudier la répartition horizontale et verticale de la faune utilise un carottier démontable permettant le découpage précis des carottes en échantillons rigoureusement délimités. Partant du principe qu'il est impossible de faire pénétrer profondément dans le sable des plages un cylindre de métal qui fait bouchon après une trentaine de centimètres, mais que, en revanche, des lames de couteaux s'y enfoncez facilement, le carottier est alors composé de lames de métal s'emboîtant les unes dans les autres et coulissant très facilement. Les lames ont chacune 5 cm de large et 1 m de long. (Fig. 6).

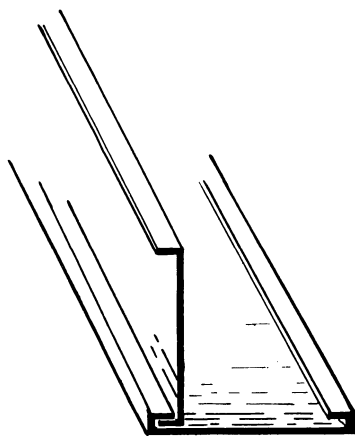


Fig. 6. — Carottier Renaud-Debyser (1957), assemblage d'une lame verticale et d'une lame horizontale, les quatre lames coulissant l'une dans l'autre.

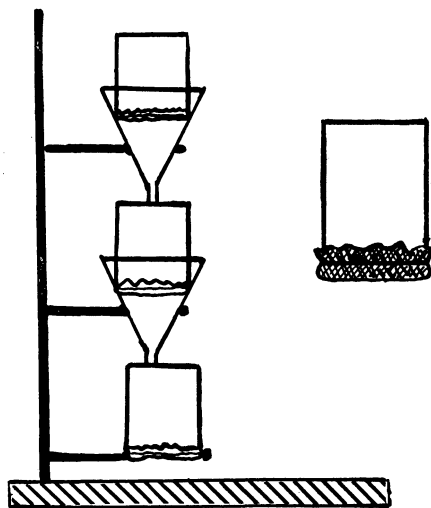


Fig. 7. — Dispositif de tamisage pour la vase, et détail d'un tamis d'après Bougis (1950).

EXTRACTION ET TRI :

A côté de ces méthodes d'échantillonnage soit des fonds, soit de la côte qui se pratiquent sur le terrain, restent les techniques d'extraction de la faune elle-même qui ont lieu au laboratoire et s'appliquent à la séparation du sédiment et de ses habitants.

Les auteurs se sont ralliés à deux grands principes de techniques :

a) la méthode qui consiste à chasser les animaux hors du sédiment en attendant leur asphyxie ;

b) les techniques de lavage du sédiment par un courant d'eau entraînant la faune plus légère que le substrat.

La technique par asphyxie qui consiste à laisser stagner le sédiment en attendant que les animaux se rassemblent à la surface, ne peut être retenue pour une étude faunistique quantitative, bien qu'elle ait donné d'excellents résultats aux systématiciens en quête d'animaux rares et difficiles à capturer.

En effet les formes se déplaçant lentement meurent avant d'arriver à la surface, et si le sédiment est un peu colmaté peu d'individus parviendront à échapper à l'asphyxie.

Les techniques de lavage ont donc été universellement adoptées avec des variations selon la taille des individus et selon la nature du sédiment.

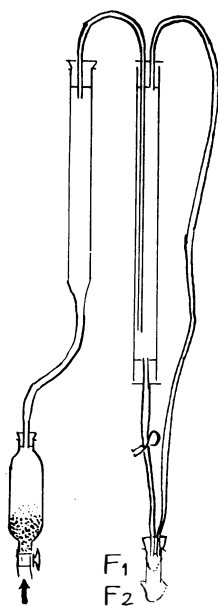


Fig. 8. — Appareil de Boisseau (1957). Le courant d'eau traversant le sable dans l'ampoule à sérum entraîne les animaux dans les filtres F_1 et F_2 .

Pour la vase, dont les éléments fins sont longs à éliminer, Bougis (1950) conseille de multiplier les tamis (Fig. 7), en utilisant trois filtres de soie à bluter, le premier ayant des mailles de $0,1 \text{ mm} \times 0,1 \text{ mm}$.

Pour un sable de grosseur moyenne (300μ environ) on peut utiliser l'appareil de Boisseau (1957) qui permet de travailler sur un volume de sable constant (Fig. 8). Il consiste à faire passer un

violent courant d'eau qui mobilise le sable contenu dans une ampoule à sérum et chasse les animaux plus légers dans divers tubes et filtres.

S'il s'agit d'un sédiment plus grossier, le gravier à *Amphioxus* par exemple, Monniot (Op. c.) place le sédiment dans un cylindre de verre et y projette un violent courant d'eau, le cylindre une fois plein, l'eau est rapidement déversée avec les animaux en suspension sur un filtre de soie à bluter ; c'est la méthode instaurée par Swedmark (1950 à 1954) pour les sables à *Amphioxus* ou intertidaux.

Dans tous les cas il est bon d'endormir la faune avant le lavage, avec quelques gouttes de $MgCl_2$, ceci permet aux espèces possédant un abondant mucus ou des glandes et des tubulures adhésives de se détacher du substrat.

Le Tri. — Après avoir soigneusement lavé les filtres on peut alors dénombrer les représentants de la microfaune. Bougis (Op. c.) conseille de fixer les animaux et de colorer chaque fraction du filtrat à l'érythrosine. Les animaux sont alors beaucoup plus facilement repérables.

Renaud-Debyser, qu'il s'agisse de faune vivante ou fixée, répartit le filtrat à la pipette dans des lames de comptage fabriquées spécialement pour le tri sous le binoculaire. Il s'agit d'une plaque de verre sur laquelle on colle au baume des lames de verre parallèles qui déterminent entre elles un espace de la taille du champ de la loupe. Le filtrat est également réparti, et on peut ainsi passer toute la faune dans le champ visuel de l'observateur.

RÉDUCTION DES ÉCHANTILLONS :

Certains auteurs, pour diminuer le temps consacré aux comptages de ces milliers d'animaux ont réduit le volume des échantillons une fois prélevés.

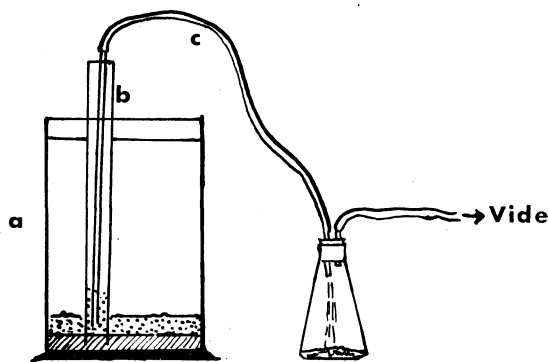


Fig. 9. — Dispositif de réduction. a, récipient cylindrique, matière pâteuse en hachures, la vase en pointillé, b, tube à prélèvements, c, tube d'aspiration. D'après Bougis (1950).

Bougis (op. c.) verse le sédiment dans un très grand vase cylindrique, contenant dans le fond de la pâte à modeler. Ceci lui permet d'effectuer dans ce fond artificiel des microcarottages (Fig. 9) de 4,15 cm², prélevés avec un tube de verre.

Wieser (1960) opère une réduction de l'échantillon sur le filtrat. Après avoir remis la faune en suspension il prend soit 1/4 soit 1/2 du volume d'eau agitée. Cette méthode a été également employée par Renaud-Debyser (1963 *in* Renaud-Debyser et Salvat) qui n'utilise dans l'échantillon que les 3/4 de la faune à inventorier.

EXPRESSION DES RESULTATS

On peut distinguer deux groupes de travaux quantitatifs sur la microfaune : 1°) ceux qui se rapportent à l'*autoécologie* des espèces considérées individuellement ou par groupe, et 2°) ceux qui portent sur la *synécologie*, branche de l'écologie qui traite des problèmes des communautés et de l'interaction des différents groupes à l'intérieur du même milieu. Ces derniers travaux considèrent également la macrofaune endogée qui possède des rapports alimentaires avec la microfaune.

AUTOÉCOLOGIE :

Vu le très grand nombre d'individus que l'on peut récolter dans un petit volume, ou une petite surface de sédiment, on soupçonne tout de suite le très grand intérêt écologique que peuvent représenter des échantillonnages précis et répétés dans un biotope donné. En effet les résultats quantitatifs permettent d'étudier les réactions d'une espèce ou d'un groupe d'espèces vis-à-vis de son milieu. On peut connaître ainsi l'influence de la nature du biotope (caractéristiques granulométriques du sédiment, données physico-chimiques du substrat, etc...) sur chaque espèce, et suivre son cycle ou ses variations saisonnières.

Il est intéressant de passer en revue quelques travaux d'ensemble pour voir comment les auteurs ont exprimé leurs résultats.

Remane travaillant sur la Baie de Kiel a constitué une équipe dont chacun des membres étudie un groupe de la faune interstitielle ou du « mésopsammon » (terme de Remane).

Parmi ces recherches nous prendrons comme exemple celle de Noodt (1957) dans laquelle il étudie les Harpacticides du Schleswig-Holstein. Son échantillonnage de 1 000 prises s'étend à la fois sur les côtes de la Mer du Nord, celles de la Baltique, les rives du canal de Kiel qui réunit ces deux mers, et les lagunes avoisinantes. Cet échantillonnage permet de réunir un très large éventail de variations de salinité. Une cinquantaine de stations furent établies, et une dizaine d'échantillons prélevés à chacune d'elle, selon les niveaux, la nature du sédiment et les saisons.

D'après les centaines d'Harpacticides ainsi récoltés et déter-

minés, on peut établir des tableaux de dominance et de fréquence des principales espèces. Pour chaque station on peut ainsi voir quelles espèces dominent par rapport au niveau intertidal (en mer du Nord) ou à la distance du bord de l'eau pour les lagunes de la Mer Baltique. Des tableaux peuvent également être établis d'après la nature du sédiment (c'est-à-dire ici selon les proportions entre le sable et la vase, ou bien selon les proportions de débris végétaux ou de coquilles brisées). Les eaux souterraines littorales (Küstengrundwasser) ont fait l'objet aussi de nombreux tableaux de dominance. Muni d'un spectre faunistique aussi important, Noodt peut alors dresser une liste des espèces caractéristiques de chaque biotope. La tolérance de chaque espèce par rapport à un facteur écologique essentiel peut être établie. Vis-à-vis du substrat, par exemple, les espèces sont épipsammiques, mesopsammiques ou endopsammiques. Par rapport à la salinité des groupes d'espèces peuvent être classés en sept catégories selon leur degré d'euryhalinité. L'influence du niveau, de la température et des sources de nourriture sont aussi étudiées dans ce remarquable travail sur les Harpacticides.

Un autre groupe possédant de très nombreux représentants dans le milieu interstitiel, celui des Nématodes, a été particulièrement étudié par Wieser (1953). Cet auteur a pu classer les diverses espèces intertidales d'après la forme de leurs ouvertures et pièces buccales. Cette cavité buccale (et son armature) est directement en rapport avec la nourriture des individus. L'auteur a pensé que cette classification des pièces buccales en rapport avec la nourriture pouvait être aussi liée au substrat. Une étude quantitative lui a permis de montrer que certains représentants de telle ou telle armature buccale étaient plus ou moins nombreux dans différents types de sédiments. Par exemple les prédateurs doués de pièces puissantes étaient en majorité (70 %) dans un sable grossier et propre, favorable à leur champ d'action.

Plus tard, Wieser (1960) appliquant cette méthode aux fonds plus ou moins vaseux de Buzzard Bay (Mass.) ne trouve qu'une espèce vraiment prédominante dans un fond riche en vase fine (Fig. 10). Dans les autres stations à pourcentage plus ou moins élevé d'éléments fins, quatre espèces au moins sont en nombre à peu près égal sans qu'il y ait dominance caractérisée de l'un ou l'autre type buccal. L'auteur est obligé d'admettre l'existence de microclimats à l'intérieur de la couche de sédiment peuplée et pense qu'ils pourront être décelés par une étude des strates horizontales du substrat. La distribution verticale de la faune est donc très intéressante à connaître dans les fonds sablo-vaseux, bien que l'on admettait jusqu'à maintenant, que seule la surface était peuplée.

Renaud-Debyser (1955-1963) s'est préoccupée à Arcachon de la distribution horizontale et verticale de la faune dans l'intertidal.

Un échantillonnage très serré a permis de découvrir l'existence de microclimats à l'intérieur de la masse sableuse ainsi que de larges variations saisonnières avec pullulations très semblables à celles observées dans le plancton.

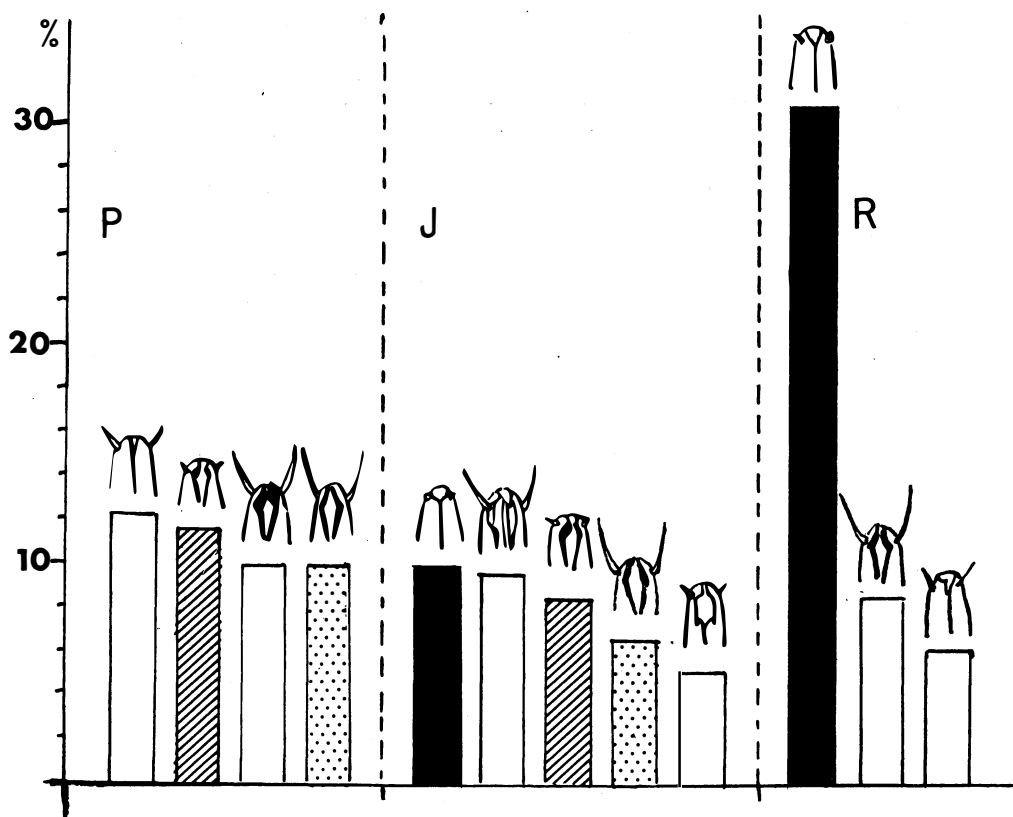


Fig. 10. — Abondance moyenne de chaque espèce dominante de Nématodes aux trois stations de Buzzard Bay. Dominance de *Terschellingia longicaudata* à la station R (fond de vase fine). En ordonnée : Pourcentage des espèces dominantes. D'après Wieser (1960).

Le découpage des carottes effectué rigoureusement de dix en dix centimètres a permis de dresser des diagrammes en isolignes montrant la répartition de la faune dans de véritables coupes de plages. Ainsi ont pu être suivis les déplacements de la faune selon les saisons, les marées et les pulsations de la nappe d'eau d'imbibition (Fig. 11). Il a été démontré que de nombreuses espèces de Nématodes, d'Annélides et de Tardigrades ont une répartition bien définie à l'intérieur de la plage selon les niveaux, la nature du sable ou l'abondance de nourriture. L'abondance de la faune dans

une épaisse couche de sable, du haut en bas de la plage, a montré que sa répartition n'est pas lenticulaire mais continue. Une arrivée d'eau douce au niveau de « l'horizon des sources » a pu être étudiée à l'aide de nombreux carottages, la tolérance de très nombreuses espèces (en particulier Harpacticides et Gastrotriches) a pu être ainsi mise en lumière (Fig. 12).

Des résultats semblables et très concordants ont pu être obtenus sur des plages de sable corallien des îles Bahamas. Dans cette région la zone intertidale étant de dimensions très réduites les prélèvements d'échantillons se trouvent très rapprochés et les variations observées sont encore plus faciles à mettre en lumière.

Riedl (1962) a effectué de nombreux travaux dans l'Adriatique tant sur le littoral que dans les fonds, il a particulièrement étudié la répartition des Turbellariés, groupe très bien représenté dans les sédiments marins.

Son échantillonnage réalisé avec une drague couvrant une large surface (Fig. 4) lui a permis d'étudier en détail la région sublittorale et la côte en rencontrant ainsi les substrats essentiellement vaseux, puis sablo-vaseux, enfin sableux. Ont été échantillonnés également les herbiers et les anfractuosités des côtes rocheuses.

Après avoir récolté un nombre suffisant de Turbellariés il a pu calculer pour chaque biotope les pourcentages de représentants de chaque famille, il a pu trouver un lien entre la répartition des espèces actuelles et leur évolution phylogénétique. En accord avec les données taxinomiques et phylogénétiques de Ax (1961) il s'est aperçu que la plus grande proportion de formes primitives se trouve dans les fonds les plus vaseux et que le nombre de formes évoluées augmente lorsque la proportion de vase diminue et que l'on se rapproche du sable pur de la côte. Dans une représentation graphique très spectaculaire Riedl est alors capable de rapprocher et même de superposer un bloc-diagramme représentant le relief et les substrats sublittoraux, sur un arbre phylogénique des principales familles de Turbellariés. La bifurcation médiane se produit vers l'isobathe 30 séparant les formes de rocher et d'herbier de celles des sédiments meubles côtiers. En dérivant des *Acoela* les autres familles auraient conquis les différents biotopes de la vase benthique à la côte.

On voit donc le très grand intérêt de telles recherches dans l'étude des rapports des différentes espèces avec leur milieu.

SYNÉCOLOGIE :

L'inventaire détaillé de tous les constituants d'une biocénose et l'étude de leurs interrelations (basée en général sur l'alimentation) constituent l'objectif de la synécologie.

Etant donné que les méthodes d'échantillonnage permettent de recueillir avec de plus en plus de précision un volume de sédi-

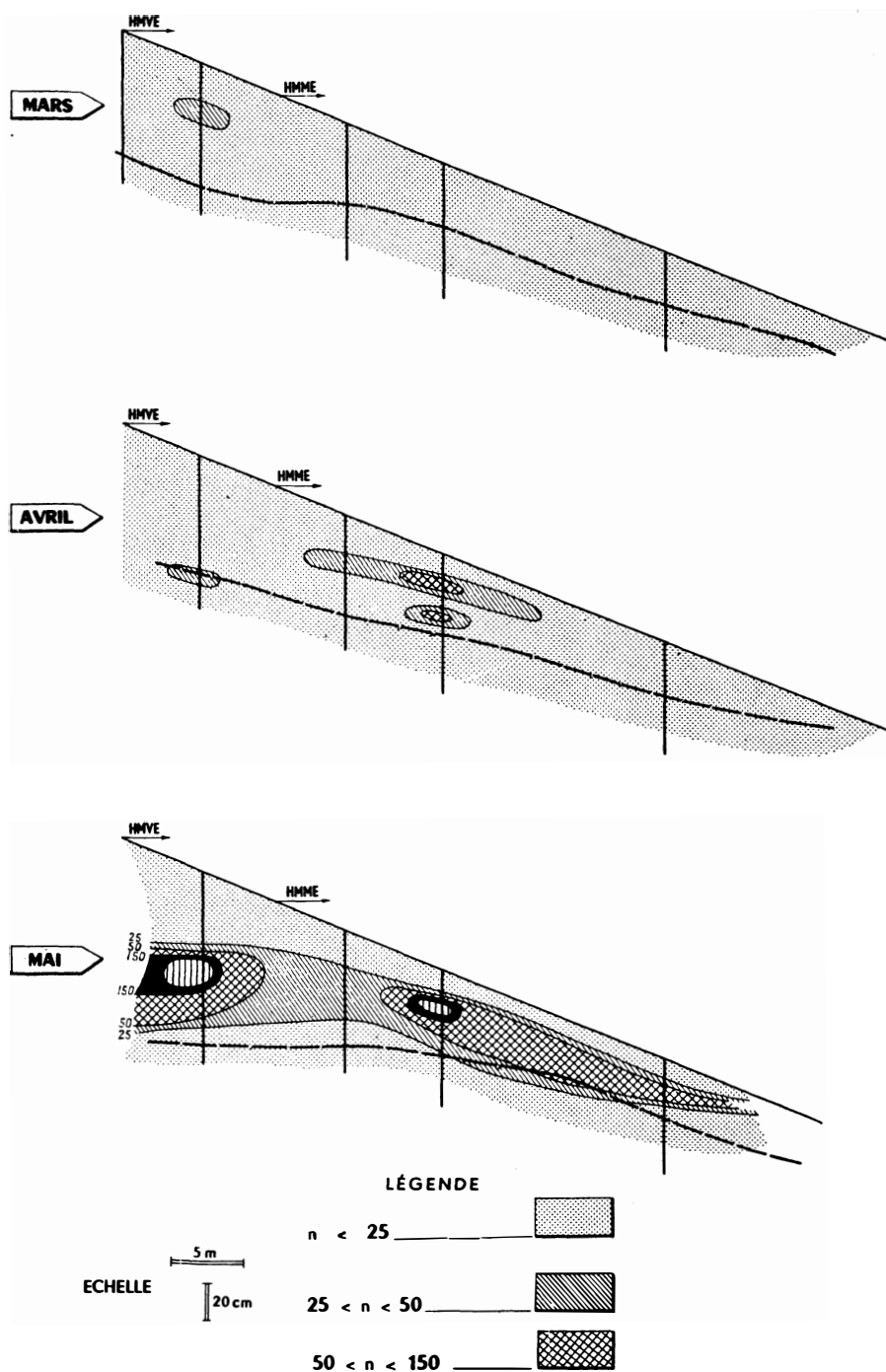
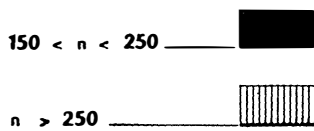
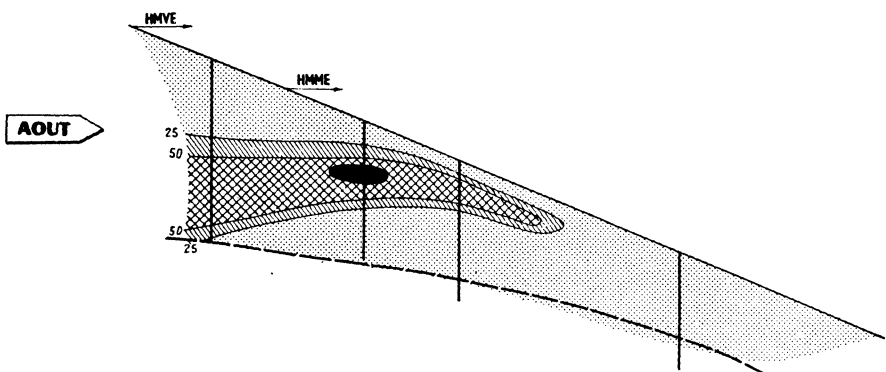
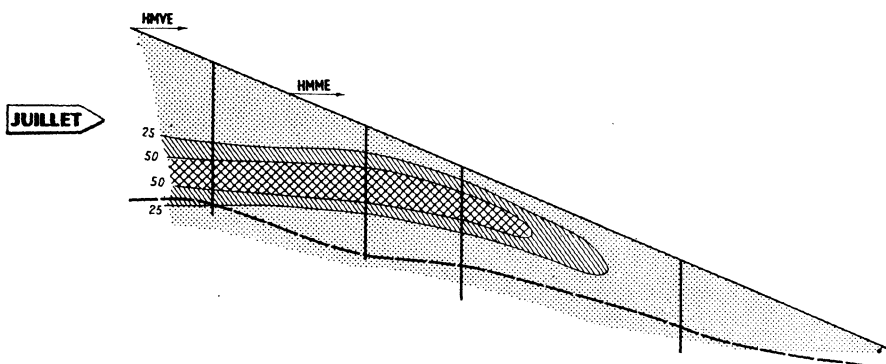
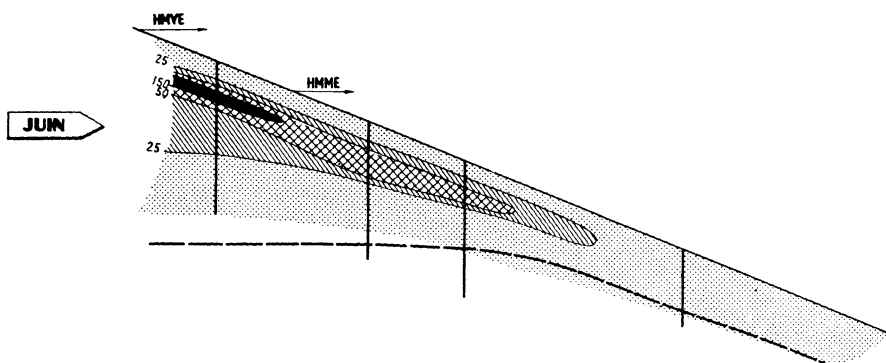


Fig. 11. — Evolution saisonnière de la population de *Stygarctus bradypus* Schulz (Tardigrade) dans la zone intertidale à Arcachon. (En tirets : emplacement de la nappe d'eau d'imbibition). D'après Renaud-Debyser, 1963.



ment connu et d'en extraire toute la matière vivante qu'il recèle, les sédiments meubles marins présentent à priori un champ d'études extrêmement prometteur.

Malgré ces perspectives, de telles biocénoses n'ont été que très peu étudiées dans leur ensemble. Ceci est dû à la variété et au nombre très élevé de leurs constituants, et aux régimes alimentaires des diverses espèces qui sont très difficiles à connaître.

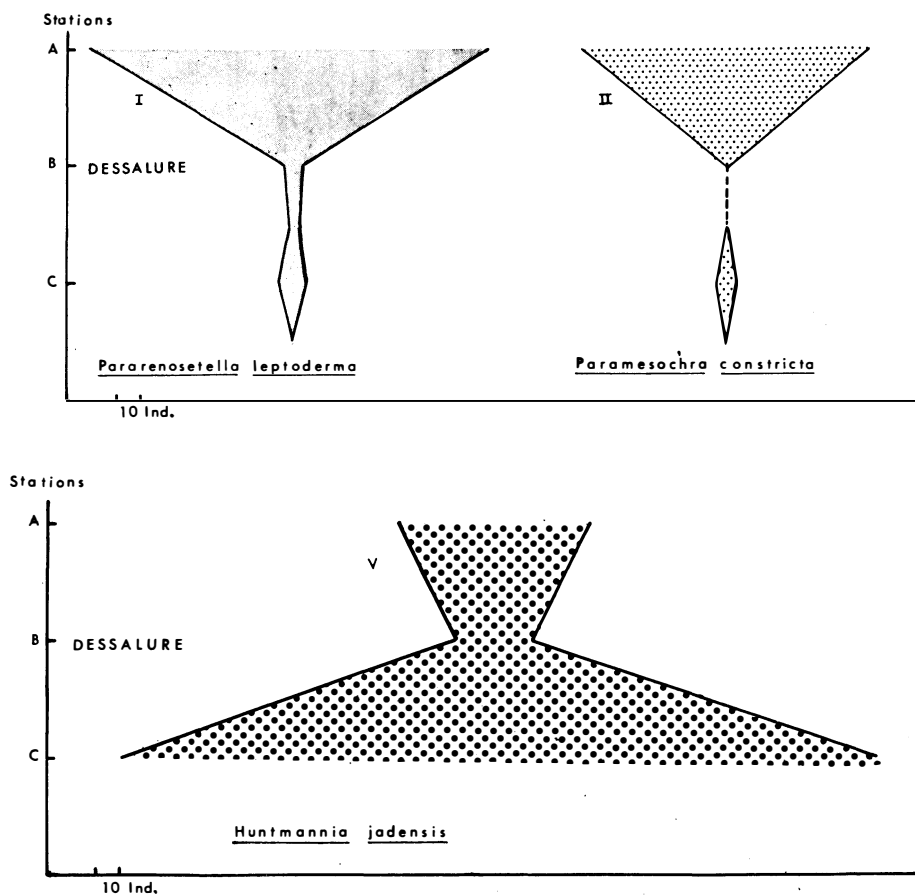


Fig. 12. — Répartition de trois Copépodes Harpacticides en fonction d'une zone de dessalure dans l'intertidal du Camps. Bassin d'Arcachon (Renaud-Debyser et Salvat, 1963).

D'un autre côté le travail en équipe est rarement possible et les travaux quantitatifs d'ensemble restent rares. La plupart du temps chaque groupe zoologique membre d'une communauté, est étudié par un spécialiste et les méthodes d'échantillonnage n'étant pas

standardisées les divers résultats ne sont pas comparables avec ceux des autres auteurs.

Par exemple, en ce qui concerne la masse de sédiment à étudier il se fait une séparation entre les auteurs travaillant sur le benthique ou ceux travaillant sur le littoral. La plupart des résultats concernant la vase benthique sont exprimés en m^2 ou cm^2 car seuls les premiers cm de sédiment sont peuplés, alors que dans l'intertidal ou sur les côtes on a vu (Delamare Deboutville, 1960 ; Renaud-Debyser, 1963 ; Salvat, 1964) que grâce à la circulation des eaux souterraines les peuplements s'étendent en profondeur et les résultats doivent alors être exprimés en volume (dm^3 ou cm^3).

Il est intéressant de passer en revue quelques travaux portant sur l'étude de telles biocénoses.

Remane dès 1933, puis en 1951, établissait les principaux régimes alimentaires de l'épi- du méso- et de l'endopsammon. Le diagramme de la figure 13 concrétise ses résultats qui ne tiennent

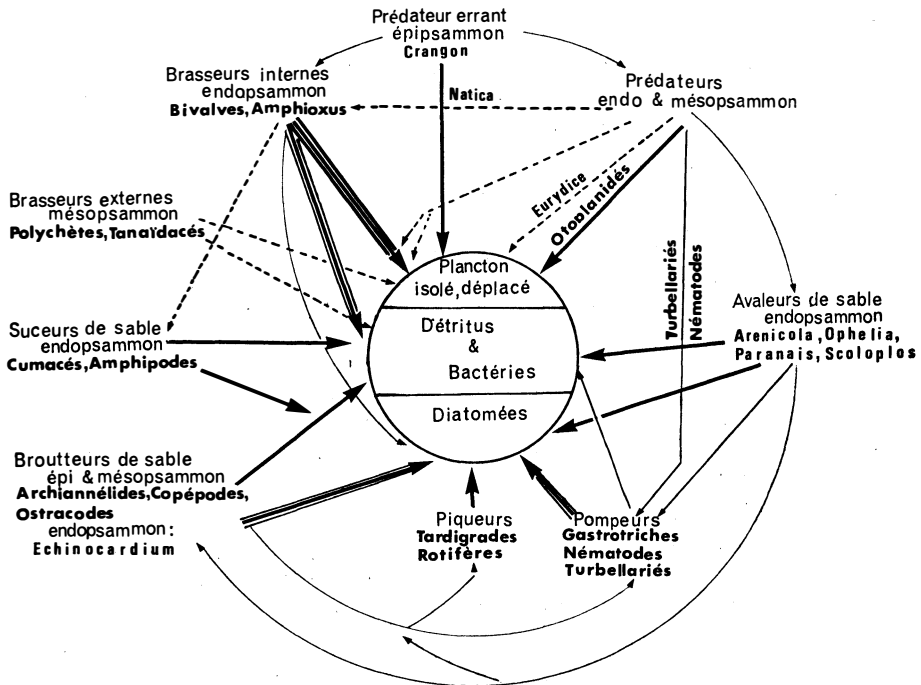


Fig. 13. — Chaîne alimentaire et rapports trophiques entre les principaux habitants du sable (D'après Remane, 1951, légèrement simplifié).

pas compte des données quantitatives, c'est-à-dire de l'importance numérique ou volumétrique des différents groupes en présence.

Le travail resté classique de Mare (1942) est le premier qui englobe à la fois la microflore, la microfaune et la macrofaune contenues dans les fonds vaseux au large de Plymouth. La vase destinée à livrer la microfaune est récoltée au carottier, la macrofaune est prélevée à la drague. En ce qui concerne les micro-organismes tels que Bactéries, Algues microscopiques et Protozoaires, ils ont été dénombrés après culture sur des milieux appropriés. Leurs variations horizontales et saisonnières sont exprimées en nombre d'individus par gramme de boue sèche et le volume de matière vivante en mm^3 par gramme de boue sèche. L'échantillonnage concernant ces micro-organismes a porté sur une dizaine de carottes. D'autres carottages ont permis d'étudier les variations saisonnières.

La microfaune (nommée par Mare le Meiobenthos) a fait l'objet de deux carottages ; seuls les 2,5 premiers cm ont été étudiés. Les résultats sont exprimés en gramme par m^2 . Les comptages directs ont porté principalement sur les Nématodes, Annélides, Kinorhynques et Copépodes Harpacticides. Des tentatives de pesée ont été effectuées sur la microfaune.

La macrofaune fut étudiée en dix prises de $0,1 \text{ m}^2$, les résultats étant exprimés en g par m^2 bien que la drague s'enfonce à — 10 cm dans le sédiment.

Le diagramme général de Mare (Fig. 14) donne, en poids, l'évaluation du total de la matière vivante contenue dans 1 m^2 de vase. A ma connaissance c'est le premier diagramme comparatif en poids que nous possédions sur le taux de matière vivante dans un sédiment meuble marin. Néanmoins il ne tient pas compte de la matière organique non vivante contenue dans la vase sous forme de détritus divers venant soit du rivage, soit du plancton, ou provenant de l'activité ou de la mort des autochtones (pontes, mues, matière fécale, cadavres) et qui sont une source de nourriture considérable pour la biocénose. Nous verrons que cette matière organique détritique peut être évaluée par des méthodes sédimentologiques.

Comprenant l'intérêt du travail en équipe, Sanders (1960) et Wieser (1960) dans leur « Buzzard bay project » ont voulu étudier le rôle de la macrofaune et de la microfaune dans un milieu bien défini et bien étudié sédimentologiquement.

Sanders et Wieser ont donc échantillonné une région sous-marine comprenant des fonds vaseux avec une plus ou moins grande proportion d'éléments fins et pulvérulents, et aussi des fonds sablo-vaseux.

Ils utilisent une drague pour des prélèvements destinés à l'étude physico-chimique du sédiment et la récolte de la macrofaune. La microfaune est récoltée à l'aide d'un carottier.

Une vingtaine d'échantillons d'une même station présentant quelques différences granulométriques ont été ainsi étudiées en équipe.

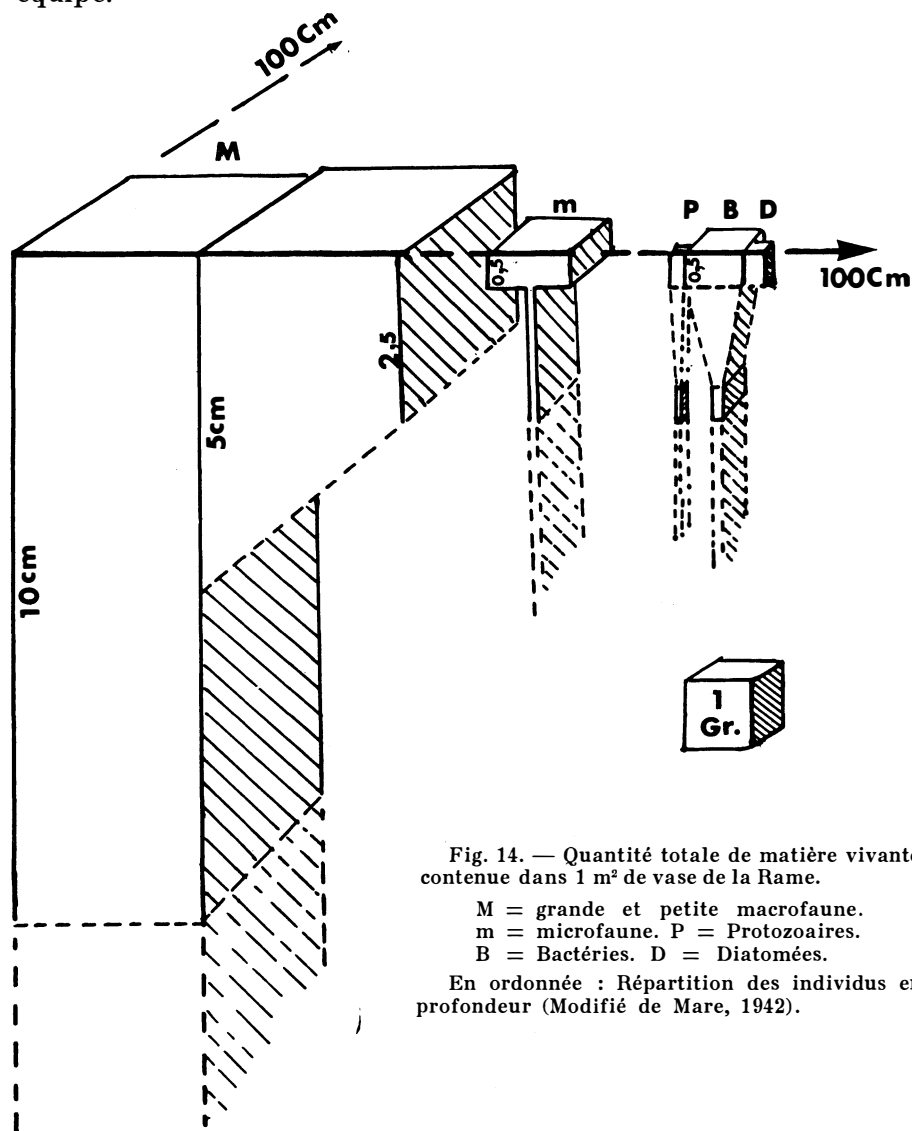


Fig. 14. — Quantité totale de matière vivante contenue dans 1 m² de vase de la Rame.

M = grande et petite macrofaune.
m = microfaune. P = Protozoaires.
B = Bactéries. D = Diatomées.

En ordonnée : Répartition des individus en profondeur (Modifié de Mare, 1942).

Les auteurs ont d'abord défini les communautés. Au point de vue macrofaune une communauté comprenant l'Annélide Polychète *Nephtys incisa* et le Lamellibranche *Nucula proxima* a pu être d'abord définie par Sanders (1960), un diagramme (Fig. 15)

a pu être établi selon les normes de Petersen. A ce diagramme Wieser (1964) a incorporé la microfaune. Cette communauté de microfaune comprend deux espèces de Nématodes et deux espèces de Kinorhynques. Wieser souligne l'obligation d'incorporer la

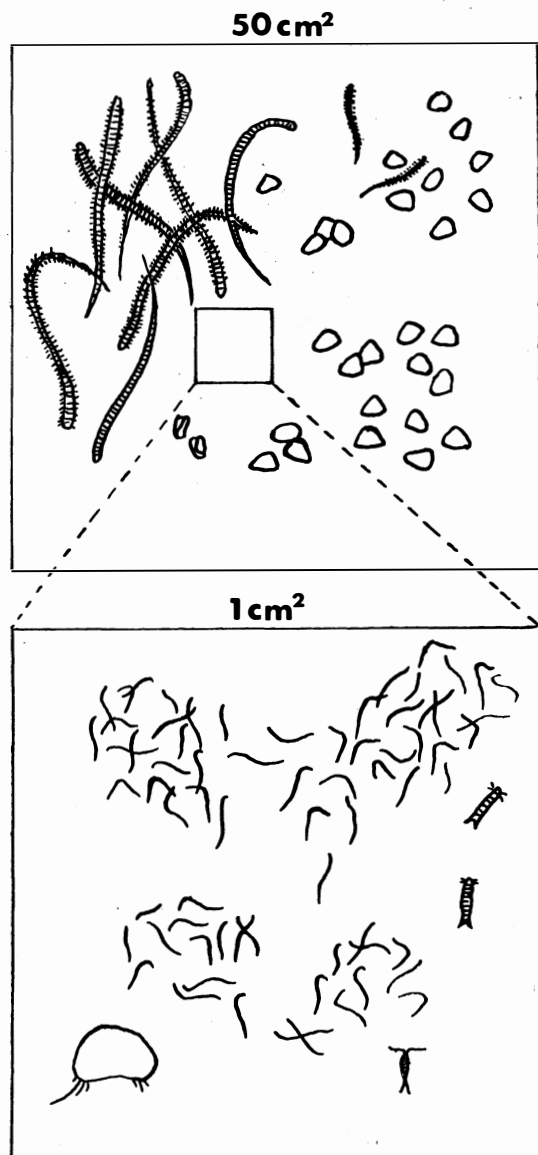


Fig. 15. — Schéma de la communauté Micro-Macrofaune à Buzzard Bay (Mass.) à *Nephtys-Nucula* et espèces dominantes de Nématodes. (D'après Sanders 1960 et Wieser 1960, in Wieser 1964).

microfaune dans l'expression d'une « constellation faunistique » des sédiments meubles marins.

Travaillant toujours sur ces mêmes échantillons, donc sur cette même communauté, Sanders a voulu établir une pyramide des nombres qui rendrait compte des rapports entre les membres de la communauté ; ceux-ci ont alors été classés par catégorie de poids (cinq catégories allant de 1 g à 0,0001 g). Les poids des représentants de la microfaune ont été extrapolés d'après leur volume, mais les micro-organismes tels que les Bactéries, Protozoaires, etc..., n'y figurent pas. Il obtient (Fig. 16) une pyramide régulière, étant donné que l'augmentation du nombre d'individus est de 8,5 d'une catégorie à une autre.

POIDS en Gr.

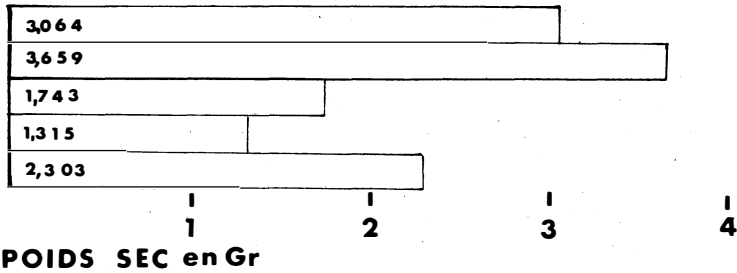
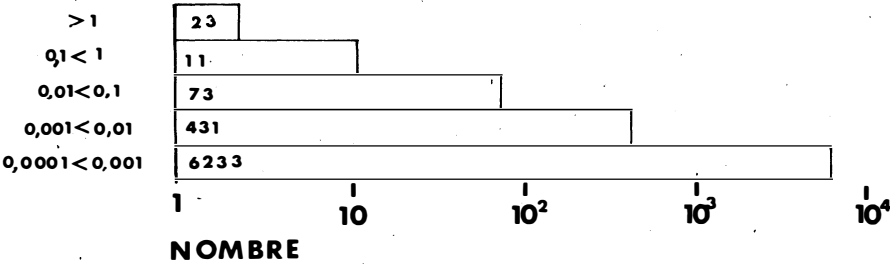


Fig. 16. — En haut : rapport entre les catégories de poids et les nombres d'animaux de chaque catégorie. En bas : relations entre les catégories de poids et la biomasse de chaque catégorie. Buzzard Bay. (Sanders 1960).

Si on conserve la même ordonnée, mais si on convertit alors le nombre d'individus en poids pour chaque catégorie (poids sec ou biomasse) la pyramide ne se construit plus d'une manière régulière. Sanders pense que le chiffre trop élevé obtenu dans la dernière catégorie est probablement dû à la grande proportion de jeunes de *Nephtys*. L'auteur conclut en faisant remarquer qu'étant donné que nous connaissons encore très mal les régimes

alimentaires des invertébrés des fonds marins, on ne peut encore définir d'une manière précise la nature des rapports poids/nombre du point de vue trophique dans ces communautés actuellement étudiées.

Il est bien certain que si le tri des animaux doit se faire à la fois en les classant par catégorie et par taille, il faut aussi les différencier suivant leur régime alimentaire : sur ce sujet les résultats de Remane (1951), Wieser (1953), Perkins (1958), Renaud-Debyser et Salvat (1963) et Boaden (1964) sont encore trop fragmentaires.

Dans l'intertidal sableux Renaud-Debyser et Salvat (1963) ont étudié en collaboration, et sur les mêmes échantillons, les relations microfaune-macrofaune d'une même communauté. Les biotopes étudiés se situent dans la Manche et dans le Bassin d'Arcachon.

La microfaune et la macrofaune ont été dénombrés non pas d'après une surface de sédiment mais d'après un volume. Un volume standard fut donc établi et conservé tout au long du travail. On a vu que l'étude du substrat peut se faire d'après un volume de sédiment dans la région intertidale où le sédiment est peuplé en profondeur. Pour la macrofaune les peuplements peuvent atteindre 25 cm de profondeur à certains niveaux de la plage, alors que pour la microfaune ils peuvent descendre jusqu'à 1 m.

Les volumes de sédiment furent les suivants : 2 litres pour la microfaune, 16 litres pour la macrofaune. Prélèvements effectués entre la surface et — 20 cm. Pour la faune interstitielle seulement 70 % du filtrat fut dénombré par comptage direct.

Le but des auteurs était d'établir des « chaînes alimentaires » basées à la fois sur le *volume de matière consommable* et la *quantité de matière vivante consommatrice*. L'analyse de nombreux contenus stomacaux a été effectuée, ainsi que l'observation directe des habitudes alimentaires des principales espèces de la macrofaune et de nombreuses espèces de la microfaune. Les auteurs, en accord avec Wieser (1960), pensent que les prédateurs n'occupent pas une place très importante dans le régime alimentaire des différents groupes en présence, et que la plupart des formes endogées ne sont pas très exclusives dans leur régime et avalent de très nombreux détritiques sans faire un véritable choix.

L'évaluation des micro-organismes n'a pu se faire par comptage, mais leur masse a été évaluée dans celle de la matière organique contenue dans le sédiment.

Dans le diagramme général (Fig. 17) les micro-organismes sont représentés au centre par une superficie arbitraire (ils sont exprimés en pourcentage de poids par rapport au poids total du sédiment), figurant la masse de matière organique consommable. La faune qui puise sa nourriture à cette source est représentée en « biovolume » réel pour chaque groupe présent : c'est-à-dire que dans cette représentation graphique on tient compte non seule-

ment du nombre d'individus dans chaque groupe, mais aussi de la taille de chacun des représentants de ce groupe.

Ce qui frappe tout de suite lorsque l'on observe la figure 17, c'est l'importance du volume occupé par les représentants de la microfaune, importance qui nous paraît être pour la première fois bien mise en valeur dans ce type de diagramme « en bio-

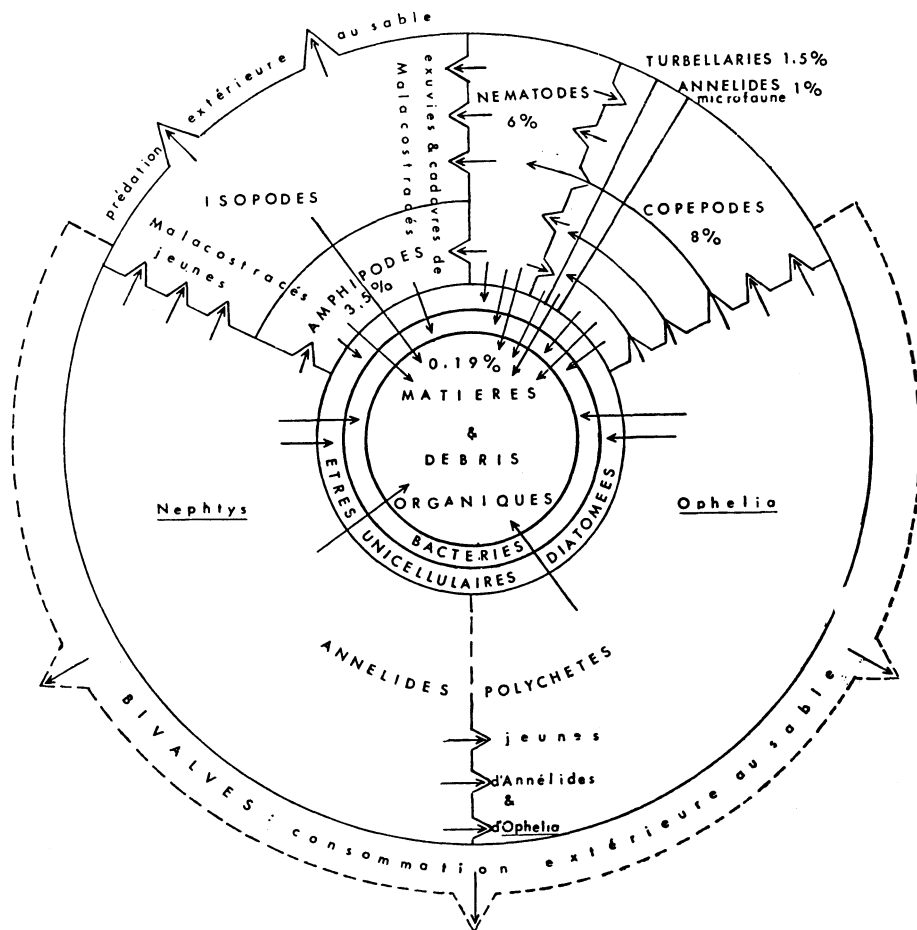


Fig. 17. — Chaînes alimentaires représentées d'après les biovolumes des différents groupes ou espèces en présence dans l'intertidal du Camp (Bassin d'Arcachon). Constellation à *Nephthys*-*Ophelia*-*Huntmannia jadensis* (Renaud-Debyser et Salvat 1963).

volumes ». Les auteurs peuvent ainsi tenir compte de l'énorme rôle joué par la microfaune dans la communauté, et rejoignent ici les théories de Wieser (o. c.). Par exemple la biocénose d'Authie

peut se définir comme une biocénose à Nématodes-*Hydrobia-Corophium* tant au point de vue quantitatif que qualitatif. Celle d'Arcachon apparaît aussi comme très valable avec sa « constellation » à *Nephtys-Ophelia-Huntmannia-jadensis*.

En conclusion, nous espérons avoir montré par ces quelques exemples que l'écologie des sédiments meubles intertidaux et benthiques en est encore à ses débuts en ce qui concerne les études microfaunistiques ; mais déjà l'écologiste ne doit plus se contenter de l'observation des phénomènes naturels et de leur influence sur la faune. Il lui faut également tenter des expériences sur le terrain même, pour modifier les conditions naturelles et observer les réactions animales. Au laboratoire il faut élever la microfaune pour mieux connaître ses habitudes alimentaires ainsi que sa physiologie. Ces recherches s'inscrivent dans le cadre d'une écologie dynamique de la microfaune et feront l'objet d'un prochain programme de travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELIER, E. (1953). — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp.*, 90 : 37-161.
- AX, P. (1961). — Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien. *Ergeb. d. Biologie*, 24 : 1-68.
- BAUDOIN, R. (1951). — Nouvelles observations sur les sables alvéolaires. *Bull. Soc. Géol. France*, 6^e sér., 1 : 213.
- BAUDOIN, R. (1956). — Observations sur l'emploi des méthodes quantitatives en zoologie. *C.R. som. Soc. Biogéogr.*, 285 : 13-18.
- BOADEN, P.J.S. (1964). — Grazing in the interstitial habitat : a review. *British Ecol. Symp.*, 4 : 229-303.
- BOISSEAU, J. (1957). — Technique pour l'étude quantitative de la faune interstitielle des sables. *C.R. Congr. Soc. Sav.*, 117-119.
- BOISSEAU, J. et RENAUD, J. (1955). — Répartition de la faune interstitielle dans un segment de plage du Bassin d'Arcachon. *C.R. Acad. Sc.*, 241 : 123-125.
- BOUGIS, P. (1946). — Analyse quantitative de la microfaune d'une vase marine à Banyuls. *C.R. Acad. Sc.*, 222 : 1122-1124.
- BOUGIS, P. (1950). — Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins. *Vie et Milieu*, 1 : 23-37.
- CHAPPUIS P.-A. (1950). — La récolte de la faune souterraine. *Notes biospéologiques*, 5 : 1-29.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1953). — Recherches sur l'écologie et la répartition du *Mystacocaride Derocheilocaris* Delamare et Chappuis. *Vie et Milieu*, 4 : 321-380.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1954). — Description d'un appareil pour la capture des eaux souterraines littorales sous la mer. *C.R. Acad. Sc.*, 237 : 711-713.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1960). — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Supplément à *Vie et Milieu*, 9 : 740 p. (Bibliographie complète).
- KROGH et SPARCK, R. (1936). — On a new bottom sampler for investigation of the microfauna of the sea bottom... *K. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, 13 : 3-12.
- MARE, M.F. (1942). — A study of a marine benthic community with special references to the micro-organisms. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 25 : 517-554.
- MONNIOT, F. (1962). — Recherches sur les graviers à *Amphioxus* de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 13 : 221-322.

- MOORE, H.B. (1931). — The muds of the Clyde sea area. III Chemical and physical conditions ; Rate and nature of sedimentation ; and Fauna. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 17 : 325-358.
- MOORE, H.B. et NEILL, R.G. (1930). — An instrument for sampling marine muds. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 16 : 589-994.
- MORTENSEN, Th. (1925). — An apparatus for catching the Microfauna of the sea bottom. *Vidensk. Medd. fra Dansk natur. For.*, 80.
- NOODT, W. (1957). — Zur Ökologie der Harpacticoidea (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. *Z. Morph. Okol. Tiere.*, 86 : 149-244.
- OCKELMANN, K.W. (1964). — An improved detritus-sledge for collecting meio-benthos. *Ophelia*, 1 : 217-222.
- PENNAK, R.W. (1950). — Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh-water and marine beaches. *Ann. Biol.*, 27 : 217-250.
- PENNAK, R.W. et ZINN, D. (1943). — *Mystacocarida* a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smith. Misc. Coll.*, 103 : 1-11.
- PERKINS, E.J. (1958). — Food relationships of the microbenthos. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13 : 61-77.
- REMANE, A. (1933). — Verteilung und Organisation der benthonischen Microfauna in der Kieler Bucht. *Wiss. Meeres. Kiel*, 21 : 161-221.
- REMANE, A. (1951). — Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelms-haven*, 1951 : 327-359.
- RENAUD, J. (1955). — Sur l'existence et les caractères généraux d'une faune interstitielle des sables coralliens tropicaux (île de Bimini, Bahamas). *C.R. Acad. Sc.*, 241 : 256-257.
- RENAUD-DEBYSER, J. (1957). — Description d'un carottier adapté aux prélèvements des sables de plages. *Rev. Inst. Fr. Pétr.*, 12 : 501-502.
- RENAUD-DEBYSER, J. (1963). — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. Supplément à *Vie et Milieu* : 157 p., 6 pl.
- RENAUD-DEBYSER, J. et SALVAT, B. (1963). — Eléments de prospérité des sédiments meubles intertidaux et Ecologie de leurs populations en microfaune et macro-faune. *Vie et Milieu*, 14 : 463-550.
- RIEDL, R. (1962). — Probleme und Methoden des Erforschung des litoralen Benthos. *Verh. Deutsch. Zool. Gesell. Wien*, 1962 : 505-567.
- SALVAT, B. (1962). — Faune des sédiments meubles intertidaux du Bassin d'Arcachon. Systématique et Ecologie. *Cah. Biol. Mar.*, 3 : 219-244.
- SALVAT, B. (1964). — Prospection faunistique en Nouvelle-Calédonie dans le cadre de la Mission Singer-Polignac. *Cahiers du Pacifique*, 6 : 77-119.
- SANDERS, H.L. (1958). — Benthic studies in Buzzard Bay. I Animal sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3 : 245-258.
- SANDERS, H.L. (1960). — Id. III. The structure of the soft botton community. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 138-153.
- SWEDMARK, B. (1964). — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, 39 : 1-42 (Bibliographie complète).
- WIESER, W. (1953). — Die Beziehung zwischen Münhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool.*, Ser. 2, 4 : 439-484.
- WIESER, W. — (1960). — Benthic studies in Buzzard Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 121-137.
- WIESER, W. (1960 b). — Populations ditche und vertikalverteilung der Meiofauna mariner Böden. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 45 : 487-492.
- WIESER, W. (1962). — Die tropische Struktur mariner Kleintiergemeinschaften. *Naturw. Rdsch.*, 15 : 99-105.
- WIESER, W. (1964). — Biopstruktur und Besiedlungsstruktur. *Helgol. Wiss. Meeres.*, 10 : 359-376.